

ЗАВИСИМОСТЬ АГРЕССИВНОСТИ ВЗРОСЛЫХ КЛЕЩЕЙ  
*DERMACENTOR MARGINATUS* SULZ.  
ОТ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

В. Н. Белозеров

Лаборатория энтомологии Биологического научно-исследовательского института  
Ленинградского государственного университета

Одной из основных причин сезонности большинства трансмиссивных заболеваний является сезонность развития и активности переносчиков — кровососущих насекомых и клещей. Важную роль в регуляции их циклов развития играют сезонно-циклические адаптации.

Для клещей *Dermacentor marginatus* Sulz. и *D. pictus* Herm. известно наличие двух таких адаптаций: одна заключается в задержке овогенеза у самок осеннего насыщения, другая — в возникновении пассивного состояния голодных взрослых клещей в летний период. Ряд авторов (Алфеев, 1948, 1954; Покровская, 1957; Белозеров, 1963, 1965) обе эти адаптации относят к категории диапаузы: морфогенетической в первом случае, поведенческой — во втором (Белозеров, 1966а, 1966б). Другие авторы (Яшкуль, 1960; Разумова, 1965) считают диапаузой лишь задержку овогенеза у сытых самок, а летнюю неактивность голодных клещей рассматривают как прямую реакцию на неблагоприятные условия температуры и влажности.

Отсутствие единого мнения о природе летней неактивности взрослых клещей рода *Dermacentor* связано несомненно со слабой изученностью этого явления и, в частности, его механизмов, как экологических, так и физиологических. Экспериментально показано, что активность имаго *D. marginatus* (точнее, их подвижность) зависит от температуры и влажности (Яшкуль, 1960). Известно также, что неактивность их в летнее время довольно относительна, так как «пассивные» клещи охотно присасываются (Яшкуль, 1960), а по активности присасывания и скорости насыщения часто не отличаются от «активных» (Белозеров и Квитко, 1965).

Для выяснения природы этого явления и его механизмов нами были проведены специальные опыты по изучению влияния температурных и фотопериодических условий на агрессивность имаго *D. marginatus*, результаты которых излагаются в настоящей статье.

МЕТОДИКА

Для экспериментального разрешения вопроса большое значение имеет выбор методики. При изучении активности клещей часто использовали методику прямой подсадки клещей, взятых либо из природы в различное время года (Москачева, 1951), либо содержавшихся в лаборатории при определенных условиях (Белозеров, 1963; Белозеров и Квитко, 1965). Однако достаточно четкой зависимости агрессивности клещей от условий их содержания до контакта с хозяином с помощью этой методики получить не удалось. В. К. Яшкулем (1960) в качестве критерия активности имаго использовалась скорость их движения при различных температурах. Однако такая методика биологически не адекватна для работы с этими клещами, так как по своей жизненной схеме они являются подстерегающими пастбищными кровососами.

При постановке описываемых ниже опытов нами была применена методика, заключающаяся в изучении поведения клещей в отсутствии хозяина при условиях, имитирующих естественную обстановку. Для этого клещей помещали в стеклянные цилиндрические садки высотой 33 см и диаметром 8 см (рис. 1), закрепленные на гипсовой пластинке с воткнутыми в нее сухими стеблями злаковых, и на протяжении 2—3 мес. учитывали свободное распределение клещей. Агрессивными считали клещей, находившихся в верхней половине стеблей (в позе ожидания); пассивными же — клещей у основания стеблей или в «подстилке» из полосок бумаги. Всего было проведено 2 опыта. В одном опыте были использованы самки и самцы *D. marginatus* волгоградской популяции в возрасте 7.5 мес., содержащиеся в течение 7 мес. при  $+10^{\circ}$  (в известной мере они равноценны весенним природным клещам); в другом опыте — молодые, только что вылупившиеся клещи того же происхождения (равноценные, таким

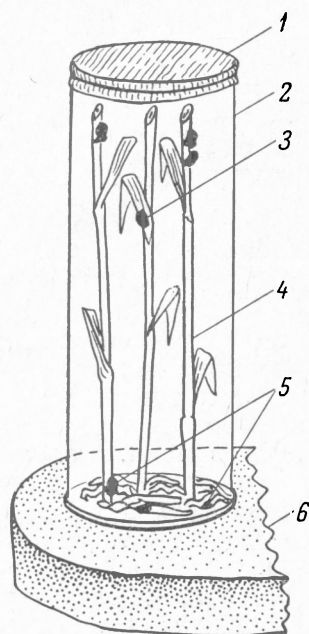


Рис. 1. Садок для изучения поведения имаго *Dermacentor marginatus*.

1 — сетчатая крышка; 2 — стеклянный цилиндр; 3 — активные клещи в позе ожидания; 4 — стебли растений; 5 — пассивные клещи в подстилке из бумажных полосок; 6 — гипсовая пластинка.

образом, осенним природным клещам). В каждом опыте было по 4 варианта: при  $25^{\circ}$  (длинный и короткий день) и  $18^{\circ}$  (также длинный и короткий день). Длина короткого дня составляла 10 час. света в сутки, длинного — 20 час. света в сутки. Каждый вариант опыта проводился в двух повторностях (по 10 особей — 5 самок и 5 самцов — в одном садке). Наблюдения за клещами и учет их распределения в садках продолжались в первом опыте в течение 2 мес., а во втором — в течение 3 мес. Гипсовая пластинка, на которой закреплялись садки, периодически увлажнялась. Автор пользуется случаем поблагодарить В. Е. Богданова, принимавшего участие в постановке и проведении опытов, а также В. А. и В. С. Михалёвых, оказавших помощь при сборе клещей (для лабораторной культуры) в Волгоградской обл.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Взрослые («весенние») клещи при попадании в условия высокой температуры и длинного дня обнаруживали быстрое снижение активности и через 1 мес. после начала опыта практически все становились пассивными (рис. 2, А). Количество активных клещей в этих условиях даже через 2 недели после запуска их в садок не превышало 45%. В условиях же короткого дня активных клещей в это время было значительно больше (75—80%), а начавшийся через месяц спад активности был слабее. Даже через 2 мес., несмотря на высокую температуру, 45% клещей оставалось на стеблях в позе ожидания. В умеренной температуре ( $18^{\circ}$ ) сохранение активного состояния продолжалось у клещей значительно дольше, особенно в условиях короткого дня: через 2 мес. активность сохранялась у 90% особей из короткого и у 60% особей из длинного дня (рис. 2, Б).

В опыте с молодыми («осенними») клещами, содержащимися при  $25^{\circ}$  в условиях длинного дня (рис. 3, А), обнаружена очень низкая степень и крайняя непродолжительность их активности. Уже через 2 недели все клещи уходили в подстилку, где и оставались. В условиях короткого дня некоторая часть клещей (20—35%) проявляла активность в течение 1.5 мес. Динамика агрессивности молодых клещей при  $18^{\circ}$  независимо от фотопериода характеризуется тем, что после начального периода довольно низкой активности, продолжавшегося 1—1.5 мес., наблюдается увеличение числа активных клещей (рис. 3, Б). На протяжении обоих периодов соотношение активных и пассивных клещей зависит от длины дня. На стеблях в позе ожидания в условиях короткого и длинного дня находилось соответственно 30—50 и 10—30% (в течение первого месяца) и 55—75 и 25—40% клещей (в течение двух последующих месяцев).

Таким образом, при высокой температуре в обоих опытах наблюдалась быстрая инактивация клещей (в течение месяца), особенно четко выраженная в условиях длинного дня. При умеренной же температуре значительно

ная часть клещей в обоих опытах сохраняла активное состояние в течение 2—3 мес., причем процент активных клещей всегда был выше в условиях короткого дня.<sup>1</sup>

Индивидуальная продолжительность активного состояния у клещей в наших опытах нередко достигала 2—3 мес. (при 18°), т. е. равнялась периоду активности экспериментальной популяции. Учет числа клещей, находившихся на стеблях в начале и конце светлого периода суток, показал отсутствие изменений в распределении клещей на протяжении суток, связанных с перемещением их со стебля в подстилку (и в противоположном направлении) при включении и выключении света. Так как фактором, определяющим наличие суточных вертикальных перемещений клещей и продолжительность их индивидуальной активности, является состояние водного баланса (Lees a. Milne, 1951), то

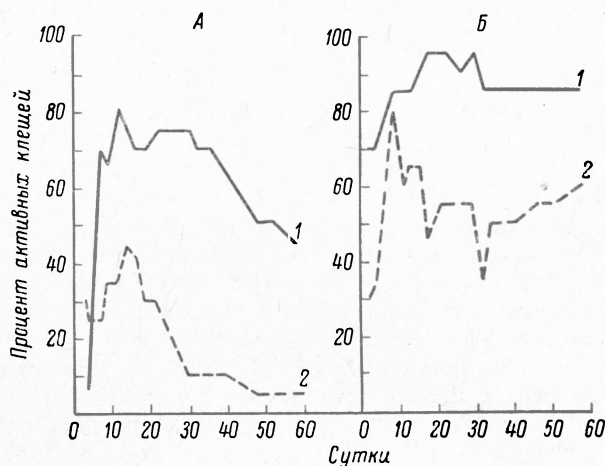


Рис. 2. Изменения активности взрослых *Dermacentor marginatus* (в возрасте 7.5 мес.) в зависимости от фотопериодических и температурных условий. А — при 25°; Б — при 18°. 1 — при 10 час. света; 2 — при 20 час. света.

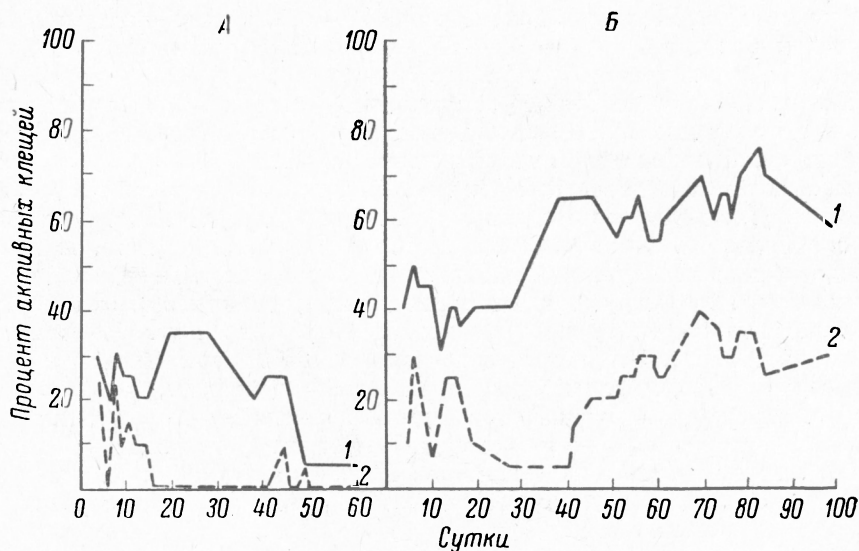


Рис. 3. Изменения активности молодых *Dermacentor marginatus* (сразу после вылупления) в зависимости от фотопериодических и температурных условий.

Обозначения те же, что на рис. 2.

обнаруженное нами отсутствие суточных перемещений и длительное сохранение активного состояния отдельных особей связано несомненно

<sup>1</sup> Статистическая обработка полученных данных по методу Фишера (Генес, 1964) подтвердила достоверность различий в активности клещей при разных длинах дня. Вероятность случайности наблюдавшихся различий была либо меньше 0.011, либо лежала в пределах 0.025—0.011, что указывает на существенную роль фотопериода в регуляции агрессивности клещей.

с тем, что в проведенных опытах обеспечивалась влажность воздуха достаточная для поддержания водного баланса у клещей, которые находились на вершинах стеблей в позе ожидания.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные показывают, что агрессивность имаго *D. marginatus* определяется фотопериодическими и температурными условиями в соответствии с нормами короткодневной фотопериодической реакции. Умеренные температуры и короткий день благоприятствуют сохранению агрессивности клещей, благодаря чему они остаются на растениях в позе ожидания в течение продолжительного времени. Наоборот, повышенные температуры и длинный день способствуют возникновению пассивного состояния, в результате чего клещи покидают растения и уходят в подстилку. Роль фотопериода и температуры в регуляции агрессивности клещей, как показывает анализ полученных данных, несколько различна. От длины дня зависит преимущественно соотношение активных и пассивных клещей в данной популяции, а от температуры — продолжительность сохранения активного состояния у активной части популяции. Наряду с внешними факторами на активности клещей сказываются также факторы эндогенного характера, в частности возраст клещей. Так, у молодых клещей, содержащихся при 18°, обнаруживается период послелинчного доразвития, продолжающийся 1—1.5 мес. и характеризующийся низкой активностью клещей (особенно при высоких температурах). Повышение агрессивности клещей, возможное после завершения физиологического доразвития, происходит лишь при умеренных температурах.

Исходя из полученных данных, можно думать, что в природных условиях весной активизируется не менее 80—90% особей II возрастной группы из перезимовавшей популяции, а осенью — очень незначительная часть популяции (не более 40% особей III возрастной группы и не более 10—20% особей I возрастной группы).<sup>2</sup>

Обнаруженная в настоящей работе зависимость агрессивности от длины дня, предположение о чем было сделано ранее (Белозеров, 1965), подтверждает представление о том, что пассивность имаго *D. marginatus* является специфической поведенческой диапаузой, в основе которой лежат изменения в функционировании нейро-сензорного аппарата. Несмотря на то что обе формы имагинальной диапаузы, характерные для *D. marginatus* (поведенческая диапауза голодных клещей и морфогенетическая диапауза сытых самок), регулируются фотопериодической реакцией одного и того же (короткодневного) типа, по механизмам регуляции они, без сомнения, вполне автономны. Это подтверждается полной самостоятельностью аналогичных форм нимфальной диапаузы *Ixodes ricinus* L., у которого поведенческая диапауза регулируется длиннопериодической, а морфогенетическая диапауза — короткодневной фотопериодической реакциями (Белозеров, 1966а). Автономность этих феноменов подтверждается и тем, что у ряда клещей наблюдается лишь один из них. Например, у североамериканского клеща *Dermacentor variabilis* имеют место только сезонные изменения агрессивности неполовозрелых особей, связанные с фотопериодическими условиями (Smith a. Cole, 1941), а связанных с ними экоморфозов не обнаружено. С другой стороны, у европейского вида *Ixodes ricinus* длина дня регулирует лишь процессы морфогенеза, но не сказывается на агрессивности личинок (Белозеров, 1966б).

Для выяснения физиологических механизмов поведенческой диапаузы клещей ввиду большой практической значимости этого феномена необходимо дальнейшее углубление начатых исследований. Перспективной в этом отношении нам представляется применение методики экологического изучения поведения клещей в садках, особенно после ее усовершен-

<sup>2</sup> По классификации И. В. Разумовой (1966): I возрастная группа — свеже-слинявшие имаго, II группа — клещи в возрасте 7—9 мес., впервые перезимовавшие, и III группа — клещи в возрасте 1 года, идущие на вторую зимовку.

ствования (в направлении предотвращения заползания клещей на стенки садка). Одним из способов ее улучшения может быть обмазывание оснований стенок мелкодисперсными порошками (Wilkinson, 1964). Однако, принимая во внимание последние исследования в области физиологии рецепции клещей (Золотарев и Елизаров, 1964а, 1964б; Елизаров, 1964) и возможности применения физиологических методов исследования, наиболее перспективным при выяснении механизмов поведенческой диапаузы является, на наш взгляд, изучение особенностей функционирования хемосенсорного аппарата и, в частности, их органа Галлера.

### ВЫВОДЫ

1. Агрессивность имаго *De. marginatus* исследовали в лаборатории (при 25 и 18° в условиях 20 и 10 час. света в сутки) путем учета распределения клещей в специальных садках. Активными считали клещей, находившихся на вершинах стеблей в позе ожидания, пассивными — у основания стеблей или в подстилке.

2. В результате 2—3-месячного наблюдения за клещами разного возраста (молодые, сразу после вылупления, и взрослые, в возрасте 7.5 мес.) обнаружена зависимость их активности от длины дня и температуры в соответствии с нормами короткодневной фотопериодической реакции. Число активных клещей при 10 час. света всегда выше, чем при 20 час. света. Повышение температуры ускоряет покидание позы ожидания и переход клещей в подстилку. Умеренная температура, наоборот, способствует длительному сохранению активного состояния.

3. У взрослых клещей активность выше, чем у клещей молодых, что связано с наличием у последних периода послелинчного доразвития.

4. Фотопериодическая обусловленность агрессивности взрослых клещей *D. marginatus* подтверждает трактовку феномена летней пассивности этих клещей в качестве поведенческой диапаузы, автономной от диапаузы морфогенетической по механизмам регуляции.

### Л и т е р а т у р а

- А л ф е е в Н. И. 1948. О диапаузе у иксодовых клещей. Тр. Военно-мед. акад., 44 : 50—60.
- А л ф е е в Н. И. 1954. О длительности и формах диапаузы иксодовых клещей в связи с условиями среды. Тр. Военно-мед. акад., 58 : 121—138.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1963. Длина дня как фактор, определяющий задержку яйцекладки у самок *Dermacentor marginatus* Sulz. Мед. паразитол. и паразит. болезни, 32 (5) : 521—526.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1965. Диапауза у иксодовых клещей. Чтения памяти Н. А. Холодковского (1963—1964). М.—Л. : 12—33.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1966а. Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus*. 1. Зависимость поведения голодных и развития сытых нимф от фотопериодических условий. Мед. паразитол. и паразит. болезни, 35 (6) : 724—730.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1966б. Фотопериодическая регуляция развития и поведения личинок и нимф клеща *Ixodes ricinus* L. из разных географических популяций и ее изменения в зависимости от возраста клещей. Тез. докл., совещ. по вопр. акарологии. Изд. «Наука»: 26—27.
- Б е л о з е р о в В. Н. и Н. В. К в и т к о. 1965. Основные черты фотопериодической реакции у клещей *Dermacentor marginatus* Sulz. Зоол. журн., 44 (3) : 363—372.
- Г е н е с В. С. 1964. Таблицы достоверных различий между группами наблюдений по качественным показателям. М.—Л.
- З о л о т а р е в Е. Х. и Ю. А. Е л и з а р о в. 1964а. Исследование хеморецепции насекомых и клещей: поведение клещей *Ixodes persulcatus* при действии репеллентов. Мед. паразитол. и паразит. болезни, 33 (1) : 47—53.
- З о л о т а р е в Е. Х. и Ю. А. Е л и з а р о в. 1964б. Исследование хеморецепции насекомых и клещей. Особенности функционирования хеморецепторов клещей *Hyalomma asiaticum* при действии репеллентов. Зоол. журн., 43 (4) : 549—559.
- Е л и з а р о в Ю. А. 1964. Исследование хеморецепции насекомых и клещей. Электрическая активность хеморецепторов органа Галлера при действии репеллентов. Научн. докл. Выш. школы (биол. науки), 2 : 55—59.
- М о с к а ч е в а Е. А. 1951. Активность имагинальной стадии клеща *Dermacentor marginatus* в летние месяцы. Тр. Белорусск. с.-хоз. акад., 17 : 111—118.



- Покровская Е. И. 1957. К вопросу о летней диапаузе половозрелых клещей *Dermacentor marginatus* и о длительности их голодания в условиях Юго-Востока Черноземного центра. Тр. Воронежск. мед. инст., 28 : 139—140.
- Разумова И. В. 1965. Сезонный ход развития диапаузы у клещей *Dermacentor pictus* Herm. и факторы, ее стимулирующие. Мед. паразитол. и паразит. болезни, 34 (1) : 46—52.
- Разумова И. В. 1966. Длительность жизни природной популяции голодных половозрелых клещей *Dermacentor pictus* Herm. Мед. паразитол. и паразит. болезни, 35 (3) : 293—299.
- Яшкуль В. К. 1960. О причинах летней неактивности половозрелых клещей *Dermacentor marginatus* Sulz. Зоол. журн., 39 (1) : 45—52.
- Lees A. D. and A. Milne. 1951. The seasonal and diurnal activities of individual sheep ticks (*Ixodes ricinus* L.). Parasitology, 41 (3—4) : 189—208.
- Smith C. N. and Cole M. 1941. Effect of length of day on the activity and hibernation of the American dog tick, *Dermacentor variabilis* Say. Ann. Ent. Soc. Amer., 34 (2) : 426—431.
- Wilkinson P. R. 1964. A barrier for ticks and crawling organisms. Journ. Econ. Entomol., 57 (3) : 414.

---

THE DEPENDENCE OF ACTIVITY OF ADULTS *DERMACENTOR*  
*MARGINATUS* SULZ. (ACARINA, IXODIDAE)  
 ON PHOTOPERIODIC CONDITIONS

V. N. Belozarov

S U M M A R Y

The activity of fasting adults *Dermacentor marginatus* Sulz. and its dependence on the photoperiods and temperature was investigated experimentally. The investigation comprised an observation on tick behaviour in a special device and a registration of their distribution between plants (dry grass stalks) and litter (paper strips). Ticks at the top of stalks (in «waiting pose») were considered for «active», those at the bottom or in the litter — for «passive». The distribution of ticks — young and mature adults — within 2—3 months has shown that their activity was controlled by the photoperiodic reaction of short-day type. Moderate temperature and short day promote the active state of ticks, on the contrary, high temperature and long day cause the rapid inactivation and their fall into the passive state. Photoperiodic dependence of the imaginal activity supports a consideration of the summer quiescence of fasting females of *Dermacentor marginatus* as an example of behavioural diapause which is independent of morphogenetic diapause.

---